Die Wirbel- und Metamerentheorie des Schädels.

II. Hauptteil der Arbeit:

Zusammensetzung und Ableitung des Schädels der Wirbeltiere nach den Anschauungen Okens, Goethes und Gegenbaurs.

Inaugural-Dissertation

der

medizinischen Fakultät der Albertus-Universität zu Königsberg i. Pr.

zur Erlangung der Doktorwürde
in der Medizin, Chirurgie und Geburtshilfe

vorgelegt von

Dr. phil. Walther Schwarz
aus Königsberg i. Pr.

KÖNIGSBERG i. PR.
Buchdruckerei Otto Kümmel.
1919.

Teildruck mit Genehmigung der medizinischen Fakultät der Albertus-Universität zu Königsberg in Preußen.

Referent: Professor Dr. Sobotta.

Literatur.

In der Abhandlung sind die Literaturangaben nur mit den folgenden Nummern versehen:

I. *Goethe,* Versuch aus der vergleichenden Knochenlehre, daß der Zwischenknochen der oberen Kinnlade dem Menschen mit den übrigen Tieren gemein sei. 1784. Weimarer Ausgabe, II. Abt. Bd. 8, S. 91—164.

II. „ Versuch über die Gestalt der Tiere (Fragment 1790) W. A. II. Abt. Bd. 8, S. 261—76.

III. „ Versuch einer allgemeinen Knochenlehre (wahrscheinlich 1794 entstanden). W. A. II. Abt. Bd. 8, S. 171—208.

IV. „ Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie (1795 Max Jacobi diktiert). W. A. II. Abt. Bd. 8. S. 5—60.

V. „ Vorträge über die drei ersten Kapitel des Entwurfs einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie. 1796. W. A. II. Abt. Bd. 8, S. 61—99.

VI. „ Anschauende Urteilskraft. 1820. W. A. II. Abt. Bd. 11, S. 54 und 55.

VII. „ Bedeutende Fördernis durch ein einziges geistreiches Wort. 1823. W. A. II. Abt. Bd. 11, S. 58—64.

VIII. „ Das Schädelgerüst aus Wirbelknochen auferbaut (1824 gedruckt). W. A. II. Abt. Bd. 8, S. 167—69.

IX. „ Principes de Philosophie Zoologique. 1830. W. A. II. Abt. Bd. 7, S. 165—214.

X. „ Ursprüngliche Skizze über die Theorie von der Wirbelnatur der Schädelknochen von Goethes eigener Hand. Paralipomena V, Bd. 8, S. 331—32.

XI. „ Kraniologie. Paralipomena V, Bd. 8, S. 333—34.

XII. „ Beilage zur Allgemeinen Zeitung. 11. 1. 1820. Paralipomena XXV, Bd. 13, S. 21.

XIII. *Oken,* Uber die Bedeutung der Schädelknochen. Ein Programm beim Antritt der Professur an der Universität zu Jena 1807.

XIV. „ Lehrbuch der Naturgeschichte. 3 Teile. Jena 1813—16.

XV. „ Kritik über mein Programm von 1807. Isis Jahrg. 1817, S. 1204—1208.

XVI. „ Anmerkungen zu der Abhandlung Crocodilschädel von Geoffroy St. Hilaire. Isis Jahrg. 1818, S. 275—83.

XVII. „ Geschichte zur Wirbeltheorie. Isis Jahrg. 1818, S. 510—512.

XVIII. „ Beinphilosophie. Isis Jahrg. 1819, S. 1528—1548.

XIX. „ Esquisse du Système d' Anatomie, de Physiologie et d' Histoire naturelle. Paris 1821.

XX. „ Über das Zahlengesetz in den Wirbeln des Menschen. Isis Jahrg. 1829, S. 306—314.

XXI. „ Lehrbuch der Naturphilosophie. 2. Auflage Jena 1831.

XXII. „ Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände. Stuttgart 1833 u. f.

XXIII. „ Über die Schädelwirbel. Gegen Hegel und Goethe. Isis Jahrg. 1847, S. 557—560.

XXIV. *Gegenbaur,* Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1859.

XXV. „ Über die Bildung des Knochengewebes. Jenaer Zeitschrift 1864. Bd. 1, S. 343—369.

XXVI. „ Über primäre und sekundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordialcranium. Jen. Zeitschr. 1867. Bd. III, S. 54—73.

XXVII. „ Über die Bildung des Knochengewebes, 2. Mitteilung. Jenaer Zeitschr. 1867. Bd. III, S. 206—246.

XXVIII. „ Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Auflage Leipzig 1870.

XXIX. „ Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaer Zeitschrift 1871. Bd. VI, S. 497—559.

XXX. „ Das Kopfskelett der Selachier, als Grundlage zur Erleuchtung der Genese des Kopfskelettes der Wirbeltiere. Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbeltiere. 3. Heft 1872.

XXXI. „ Grundriß der vergl. Anatomie. 1. Aufl. Leipzig 1874.

XXXII. „ Grundriß der vergl. Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1878.

XXXIII. „ Über das Kopfskelett von Alepocephalus rostratus Risso. Morphol. Jahrbücher Bd. IV, Suppl., S. 1—42. Leipzig 1878.

XXXIV. *Gegenbaur,* Uber die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Festschrift für A. v. Kölliker. S. 1—33. Leipzig 1887.

XXXV. „ Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes, im Lichte der neueren Untersuchungen betrachtet und geprüft. Morphol. Jahrb. Bd. XIII, S. 1—114. Leipzig 1887.

XXXVI. „ Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. 1898.

XXXVII. *Max Fürbringer,* Über die spino-occipitalen Nerven der Selachien und Holocephalen. (Festschrift zum 70. Geburtstag von Karl Gegenbaur). III. Band. Leipzig 1897.

XXXVIII. *E. Gaupp,* Die Metamerie des Schädels. Merkel und Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. VII, 1898, S. 793—885.

XXXIX. „ Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Ebenda Band X. 1900, S. 847—1001.

XXXX. „ Die Entwickelung des Kopfskelettes. O. Hertwig, Handbuch der Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. III. Band, II. Teil, S. 573—874.

XXXXI. „ Über allgemeine und spezielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelett der Wirbeltiere. Anatomischer Anzeiger, Ergänzungsband zum XXIX. Bd. (1906), S. 21—68.

Gliederung.

I. Zur Vorgeschichte der Wirbeltheorie.
II. *Goethes* Idee von der Zusammensetzung des Schädels aus Wirbelknochen.
III. *Okens* Begründung und Ausbau der Wirbeltheorie.
IV. *Gegenbaurs* Darstellung der Wirbeltheorie.
V. *Gegenbaurs* Metamerentheorie:
    a) Aufstellung und Begründung.
    b) Erneute Darstellung.
VI. Neuere Forschungen zur Metamerenfrage.
VII. Schluß.

I.

Mit der Erkenntnis von der Ahnlichkeit im Aufbau des Schädels und der Wirbelsäule beginnt »ein bedeutsamer Umschwung in den anatomischen Vorstellungen.« Wohl finden sich bereits in älterer Zeit Andeutungen über die morphologische Beziehung des Schädels zur Wirbelsäule; sie blieben jedoch wegen ihrer Unbestimmtheit unbeachtet. So behauptete noch *J. P. Frank* 1792, daß der gesamte Schädel ein einziger Wirbel sei, und *Dumeril* trat ihm 1808 in dieser Behauptung bei.[1])

II.

Der erste, der den Schädel als aus einer Summe von Wirbeln zusammengesetzt auffaßte, war *Goethe*. Als er sich zu Anfang der achtziger Jahre des 18. Jahrhunderts eingehend mit Anatomie beschäftigte, richtete sich seine Forschung, seiner angeborenen Anlage gemäß, nicht auf das Einzelne, sondern auf das Allgemeine, das Typische. Und so arbeitete er »eifrig auf einen allgemeinen Knochen-Typus los«. Dies führte ihn nicht nur zu der Entdeckung des Zwischenkiefers beim Menschen, sondern auch zu der Erkenntnis, daß im hinteren Schädelabschnitt Wirbelbildungen vorhanden seien. Als ihm dann im Jahre 1790 sein Diener Götze auf dem Judenkirchhof zu Venedig zum Scherz einen »Schöpsenkopf« entgegenhielt, als wäre es ein Judenschädel, ging ihm plötzlich die Idee auf, daß der ganze Schädel aus Wirbelknochen bestehe.[2])

Über die Verteilung der in den Schädel eingegangenen Wirbelknochen findet sich jedoch in *Goethes*

[1]) XXII, Bd. IV., 281; XXXV, 1 und XXXVI, 317/18.

[2]) *Goethe* an Karoline Herder, Venedig 4. 5. 1790; IX, 191; II, 261—76; VII, 62; VI, 5 5 und 1, 118.

zoologischen Arbeiten der neunziger Jahre kein direkter Hinweis, vielmehr behandelt er darin den allgemeinen Bauplan und betont dem von ihm zuerst erfaßten und 1796 klar ausgesprochenen Entwickelungsgedanken[1]) gemäß, daß auch der Schädel bei allen Wirbeltieren »nach einem und demselben Muster« gebildet sei, und daß die Natur »ihren Zweck bei allen durch einerlei Mittel« erreiche. Trotzdem ist es bei genauer Betrachtung der Abhandlung »Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie, ausgehend von der Osteologie« aus dem Jahre 1795 ersichtlich, daß *Goethe* wohl bei der Abfassung an die Zusammensetzung des Schädels aus Wirbeln gedacht habe, wenn er es auch nicht besonders ausspricht. Somit besteht *Okens* gehässiger Angriff, der für sich das Prioritätsrecht der Wirbeltheorie geltend machte[2]), nicht zu Recht.[3])

In jener Arbeit heißt es nämlich gelegentlich der Zusammenstellung des osteologischen Typus: Die Ossa intermaxillaria, die Maxillae superiores und die Palatina sind »ihrer inneren Bildung nach ähnliche, nur durch verschiedene Determination verschieden gestaltete Knochen«. Sie machen zusammen eigentlich den oberen Kiefer aus und bilden die Basis des Gesichts und des Vorderhaupts. Die Ossa zygomatica und lacrimalia gestalten das Gesicht weiter aus und stellen den unteren Rand der Augenhöhle her. Die Ossa nasi und frontis bilden den oberen Rand der Augenhöhle, den Raum für das Geruchsorgan und das Gewölbe des Vorderhirns. Das Os sphenoideum anterius wird dem als Basis für das Vorderhirn hinzugefügt. Das Os ethmoideum, die Conchae und der Vomer sind die Geruchswerkzeuge.

---

[1]) vgl. V, 71.
[2]) vgl. XXII, 557—60.
[3]) II, 273.

Das Os sphenoideum posterius schließt sich dem Os sphenoideum anterius an der Hirnbasis an. Die Ossa temporum »bilden die Wände«, und die Ossa bregmatis »decken diese Abteilung des Gewölbes«. Die Basis ossis occipitis liegt in der hinteren Fortsetzung des Sphenoideum posterius. Die Ossa lateralia stellen die zugehörigen Wände dar, und das Os lambdoideum »schließt das Gebäude«. Die »an den leeren Platz« eingefügten Ossa petrosa enthalten die Gehörwerkzeuge, wozu auch die Gehörknöchel zählen.[1])

Die Berechtigung unserer Annahme wird noch deutlicher, wenn man das Nachwort zur Abhandlung »Über den Zwischenknochen« vom Jahre 1820 vergleichsweise hinzuzieht. Darin spricht *Goethe* seine Überzeugung von der »geheimen Verwandtschaft« zwischen Schädel und Wirbelsäule dahin aus, »daß das Oberhaupt der Säugetiere aus 6 Wirbelknochen abzuleiten sei«. Davon gelten 3 für das Hinterhaupt, »als den Schatz des Gehirns einschließend«; die 3 anderen bilden »das Vorderhaupt, gegen die Außenwelt sich aufschließend«. Die 3 ersten sind anerkannt, nämlich das Hinterhauptsbein, das hintere Keilbein und das vordere Keilbein. Die 3 letzten sind aber noch anzuerkennen, nämlich das Gaumenbein, die obere Kinnlade und der Zwischenknochen.[2])

Daß *Goethe* diesen Gedanken nicht weiter durchgeführt hat, geht auch aus seiner ursprünglichen eigenhändigen Skizze über die Theorie von der Wirbelnatur der Schädelknochen hervor, in der für die 3 Gesichtswirbel Seitenteile und Decke unbestimmt bleiben. So werden für das Palatinum sowohl die dem Sphenoideum zugewiesenen Ossa frontis, als auch das Ethmoideum und die Conchae in Erwägung gezogen. Der Maxilla superior werden die Nasenbeine und dem Os

[1]) IV, 25—27 und III, 185—86.

[2]) I, 135—39, auch XII, 21.

intermaxillare die Nasenknorpel zugeteilt, bezw. das korrespondierende Glied offen gelassen.[1])

Es handelt sich also bei *Goethe* mehr um einen Versuch, die einmal erfaßte Idee ins Reine zu bringen, was ihm nicht vollständig gelang und ihm bei seiner vorurteilsfreien Betrachtung, die einer Vergewaltigung der Tatsachen widerstrebte, auch nicht gelingen konnte. Darum sah er auch anfänglich von einer Veröffentlichung seiner Ideen ab, mahnte aber später eindringlich, außer den bereits anerkannten Wirbeln, auch die 3 vorderen anzuerkennen und zu bezeichnen, wodurch man einen Einblick in den Bauplan der organischen Natur erhielte.[2])

III.

Unabhängig von *Goethe* gelangte *Oken* zu derselben Überzeugung. Anknüpfend an »die naturphilosophische Entwickelungsart«, die die »Einheit des tierischen Baues« postuliert, suchte *Oken* in der Schrift »Theorie der Sinne« 1802 zu zeigen, daß die Sinne wiederholte niedere Organe seien. Von da aus kam er auf den Gedanken, »die Schädelknochen werden also auch Wiederholungen der Rumpfknochen sein«. 1805 wurde es ihm an den Insektenkiefern klar, »daß die Kiefer Arme und Füße im Kopfe sind.« Als er dann bei Gelegenheit einer Harzreise im August 1806 den gebleichten Schädel einer Hirschkuh liegen sieht, fährt es ihm «wie ein Blitz durch Mark und Bein: Es ist eine Wirbelsäule!«[3])

In wunderbarer naturphilosophischer Umkleidung wird dieser Gedanke 1807 in der Abhandlung »Über die Bedeutung der Schädelknochen« begründet und zur Lehre ausgebildet: Der Kopf ist eine Wiederholung des Rumpfes, die Hirnschale die erweiterte und organisierte Wiederholung der Rückensäule. Sie hat

[1]) X, 331/32.

[2]) XI, 333/34 und VIII, 167/68.

[3]) XVII, 511; XX, 306 und XXI, § 2486.

also als solche auch die Aussprossungen der Rückensäule: Thorax, Becken und Gliedmaßen in sich zu wiederholen. Dieses wird durch die Gesichtsknochen erreicht. Die Hirnschale oder Kopfwirbelsäule besteht aus 3 Wirbeln, wie es deutlich an einem jungen Schafschädel hervortritt: dem Ohr-, Kiefer- und Augenwirbel, die ihre Bezeichnung nach den sie durchsetzenden Nerven erhalten. Jeder von diesen Wirbeln hat sich »einen Sinn gewählt«. Zunge und Nase als Rumpfsinne sind durch keinen eigenen Kopfwirbel vertreten. Wie jeder Wirbel aus 3 Stücken besteht, dem Wirbelkörper und den beiden Bogenhälften, so finden wir dasselbe »nur noch deutlicher und zerfallener« bei den Kopfwirbeln, wo der Stachelfortsatz oft gespalten ist, »wie die Stachelfortsätze in der Spina bifida.«[1])

Der Ohrwirbel wird durch das Hinterhauptsbein gebildet, das »nach seiner ursprünglichen Entstehung in 5 Stücke« zerfällt. Die Pars basilaris bildet den Körper, die Partes condyloideae die Seitenteile und die oft gespaltene Pars occipitalis den Stachelfortsatz. Noch weiter wird der Wirbelcharakter durch das Hinterhauptsloch als »untere Öffnung« des Wirbelkanals, durch die Gelenkknöpfe als absteigende Wirbelfortsätze und das Foramen lacerum als Intervertebralloch bestimmt. Das dem Hinterhauptsbein verwachsene Felsenbein gehört nicht zum Wirbel als solchem, sondern ist ein verknöchertes Sinnesorgan.[2])

Der zweite oder Kieferwirbel besteht aus dem Körper des hinteren Keilbeins als Wirbelkörper, den großen Flügeln als Seitenteilen und den Scheitelbeinen als Stachelfortsatz. Den gleichen Bau zeigt auch der dritte oder Augenwirbel. Der Körper des vorderen Keilbeins bildet den Wirbelkörper, die Schwertfortsätze,

[1]) XIII, 5/6, 10 und 40.
[2]) XIII, 7/8.

später von *Oken* kleine Flügel genannt, die Seitenteile und die beiden Stirnbeine den Stachelfortsatz.[1])

Die Gesichtsknochen vereinigen sich zur Bildung von Thorax, Gliedmaßen und Becken des Kopfes. An dem Aufbau des Kopfthorax, d. i. der Nasenhöhle, beteiligen sich: das Pflugscharbein, in das sich die Kopfwirbelsäule verliert, und das mit seinen 3 Verknöcherungspunkten 3 ideale Wirbelkörper vorstellt, die Gaumenbeine als ein Komplex verwachsener Kopfrippen, das Siebbein, die Nasen-, Tränen- und Muschelbeine. Wegen der »Form der gewundenen Knochen und des lange Zeit ganz häutigen Siebbeins« — beides ein Beweis für »unwidersprechliche Bronchien und Lungen« — endlich wegen der »physiologischen Funktion der Nase« muß die Nasenhöhle als »die gesteigerte Brusthöhle« bezeichnet werden.[2])

Die Gliedmaßen des Kopfes, Arme und Beine, sind nicht leicht bei allen Wirbeltieren zu ermitteln. Am ausgeprägtesten finden wir sie an einem Vogelkopfe, der 5 Knochen in einer Reihe angeordnet enthält, die »wie die Knochen eines Armes mit ihren Enden aneinander gefügt sind«. Das Quadratbein stellt das Schulterblatt dar. Das angrenzende Os homoideum oder Flügelbein entspricht dem Schlüsselbein, der mit dem Quadratbein gelenkig verbundene Jochbeinteil dem Oberarm, die beiden folgenden Stücke des Jochbeins der Speiche und Elle und der Oberkiefer der Hand. Wie die Hand die Finger trägt, so die Kiefer die Zähne. Der Zwischenkiefer, den alle Knochentiere aufweisen, ist, da er ebenfalls Zähne trägt, »zur Formation der Finger« zu rechnen und als Daumen anzusprechen.[3])

---

[1]) XIII, 9.
[2]) XIII, 10—12.
[3]) XIII. 12—14.

Die Beine des Kopfes werden durch den Unterkiefer gebildet, für dessen jede Hälfte an einer noch nicht ausgebrüteten Ente 7 Knochenstücke nachweisbar sind. Aber auch bei der im allgemeinen üblichen Zahl von 3 Stücken, aus denen jede Unterkieferhälfte verwächst, finden wir die Hauptteile des Beines angedeutet, und zwar den Femur im Gelenkfortsatz, Tibia und Fibula im Kronenfortsatz und die »Fußwurzel- und Fußknochen im vorderen Teile, der die Zähne enthält.« Da »Ober und Unterkiefer an einem und demselben Knochen artikulieren«, stellt dieser Scapula und Os ilii zugleich dar.[1])

Das Zungenbein ist dem Becken homotyp wegen des physiologischen Verhältnisses »der Zunge, der Speicheldrüsen, des Schlundes und Kehlkopfes zu den Geschlechtsteilen«. Der Griffelfortsatz als Kreuzbein vollendet das Becken im Kopfe.[2])

Okens weitere Schädelarbeiten dienen dem Ausbau dieser Lehre. Es werden den einzelnen Kieferknochen immer wieder andere Teile der Gliedmaßen zugewiesen. Auf die Wiedergabe dieser Deutungen, die mehr nebensächlicher Natur sind, muß verzichtet werden. Es sei nur bemerkt, daß jeder aus 7 Stücken bestehenden Unterkieferhälfte auch noch die 3 Teile des knöchernen Beckens zugerechnet werden, sodaß also Schulterblatt und Becken als nicht mehr durch denselben Kopfknochen dargestellt erscheinen.[3])

Außerdem möchte ich noch auf *Okens* romantische Deutung der Gehirnknöchel hinweisen, die als verfeinerte Glieder den Füßen entsprechen sollen und demgemäß »die Geschlechtsteile in Beziehung zum Gehör und zum kleinen Hirn« bringen.[4])

---

[1]) XIII, 14/15.
[2]) XIII, 16.
[3]) XV, 1206—8.
[4]) XXI, § 2489/90.

Zur besseren Begründung der »Wirbeltheorie« wählt *Oken* in der Kritik seines Programmes vom Jahre 1817 die mittleren Halswirbel als Ausgangspunkt, an denen er 5, bezw. 7 Teile unterscheidet, falls man die Quer- oder Lochfortsätze mitberücksichtigt[1]). Dieser Standpunkt wird aber bald wieder verlassen und an den nun unterschiedenen 4 Schädelwirbeln Dreiteilung angenommen. Zu den früher erwähnten 3 Hirnwirbeln ist nämlich der Gesichts- oder Nasenwirbel hinzugekommen, der durch das Pflugscharbein als Wirbelkörper, durch die Papierplatte des Siebbeins als Lochfortsätze und durch die Nasenbeine als Stachelfortsatz gebildet wird.[2])

Eine noch größere Anzahl von Schädelwirbeln nimmt *Oken* nach der Abhandlung »Beinphilosophie« an. Darnach werden 4 Hauptwirbel unterschieden nach den 4 Sinnesorganen des Kopfes, wobei Zunge und Nase nicht mehr als Rumpfsinne aufgefaßt werden: 1. Der Ohrwirbel, 2. der Zungenwirbel, früher Kieferwirbel genannt, 3. der Augenwirbel, 4. der Nasenwirbel. Der Ohrwirbel wird nun, als aus einer Verschmelzung von 3 Wirbeln hervorgegangen, betrachtet. Von diesen Wirbeln sind 2, die die Gehörteile umschließen, verkümmert, und zwar ist die Pauke als Bogenteil des einen und das Labyrinth als Bogenteil des anderen anzusprechen, während das Brambein oder der Augenbrauenbogen und das Warzenbein die zugehörigen Stachelfortsätze bilden. Betrachtet man unter der Voraussetzung, daß solche Knochenverwachsungen »den Verschmelzungen von Nervenknoten vollkommen parallel« gehen, den Körper des Hinterhauptswirbels mancher Fische und beachtet, daß der Armnerv durch ein Loch des Hinterhauptsbeins tritt, so muß man auf den Gedanken kommen,

[1]) XV, 1206—1208.
[2]) XVI, 278/79.

daß der Hinterhauptswirbel aus noch mehr als drei Wirbeln entstanden sei. Da ferner der Nasenwirbel aus 4 Wirbeln verwachsen ist, besteht der Schädel im ganzen aus wenigstens 9 Wirbeln.[1])

IV.

Diese Hypothese, durch welche das Kopfskelett seine Sonderstellung verlor, war als sogenannte Wirbeltheorie etwa ein halbes Jahrhundert die herrschende. Bedeutende Naturforscher, wie *Bojanus*, *Meckel* und *Geoffroy St. Hilaire* hatten mit *Oken* an ihrem Ausbau gearbeitet. Eine vollständige Durchbildung und ausführliche Begründung derselben gab *R. Owen's* »On the Archetype of the vertebrate skeleton«. 1848. Auch *Gegenbaur* vertritt sie in der 1. Auflage der »Grundzüge der Vergleichenden Anatomie« vom Jahre 1859.

Der Schädel wird von ihm »als der vorderste höher entfaltete Abschnitt der soliden Achse des Körpers« angesehen, denn er umschließt wie die Wirbelsäule die Zentralorgane des Nervensystems, und zwar die höher entwickelten. So teilt er auch mit der Wirbelsäule die wesentlichsten anatomischen Merkmale. Er ist knorpelig, wenn die Wirbelsäule durch eine Knorpelreihe dargestellt wird, und zeigt eine den Wirbeln ähnliche Gliederung, wenn an der Wirbelsäule eine Trennung in diskrete Wirbel vorhanden ist.

Die Anordnung der durch die Verknöcherung der knorpeligen Schädelkapsel entstehenden Knochen zeigt trotz mannigfacher Verschiedenheit einen gewissen Plan. »Es lassen sich am knöchernen Hirnschädel mehrere hintereinander gelegene Segmente unterscheiden, welche in Gestalt und Zusammensetzung einzelnen Wirbeln entsprechen, indem sie wie diese aus einem unpaaren, einem Wirbelkörper homologen Basalstücke, aus 2 seitlichen Bogenstücken und

[1]) XVIII, 1537/38 und 1541).

endlich aus oberen (paarigen oder unpaaren) Schlußstücken bestehen«. »Die Verschiedenheit, welche die in die Schädelbildung eingehenden Wirbel von jener des Rückgrates aufweisen, sind wesentlich von quantitativer Natur«, bedingt durch die höhere Ausbildung des Nervensystems.

Die Zahl der Schädelwirbel läßt sich nicht einwandfrei bestimmen. Es können deutlich 3 Schädelwirbel unterschieden werden, zu denen als unbestimmt noch ein vierter hinzukommt. Der erste Schädelwirbel wird gebildet durch das Occipitale basilare, die Occipitalia lateralia und das Occipitale superius, der zweite vom hinteren Keilbeinkörper, den hinteren Keilbeinflügeln und den Scheitelbeinen, der dritte vom vorderen Keilbeinkörper, den vorderen Keilbeinflügeln und den Stirnbeinen, der Körper des vierten vom Pflugscharbein. Als schwer erkennbare Bogenstücke werden Teile des Ethmoideum angegeben und als Schlußstücke die Nasalia.

Dazu kommen an dem Schädel einige Knochen, die »Beziehungen zu den Sinnesorganen« aufweisen und außerhalb des Wirbelplanes stehen. Sie sind zwischen die Schädelwirbel eingefügt und werden als »Schaltknochen« bezeichnet. Außerdem sind mit dem Schädel einige Knochen verbunden, welche ursprünglich zum Eingeweideskelett gehören. Sie bilden den Kiefer-Gaumenapparat, von dem auf der höchsten Stufe nur der Unterkiefer mit dem Schädel beweglich verbunden bleibt.[1])

V.

Zur Aufgabe der Wirbeltheorie wurde *Gegenbaur* durch *Huxley's* Kritik derselben in »Lecture XIV der Elements of the comparative Anatomy« London 1864 veranlaßt. Daß die als Wirbel gedeuteten Schädelabschnitte keine Wirbel sein können, folgerte *Huxley* daraus, daß das Primordialcranium nichts von einer

[1]) XXIV, 440—44.

solchen Gliederung erkennen lasse, sondern daß diese erst mit der Entstehung des knöchernen Schädels auftrete, also eine sekundäre Erscheinung sei, während an der Wirbelsäule die Gliederung gerade im primären, knorpeligen Zustande am deutlichsten in Erscheinung tritt. Und doch vermag *Gegenbaur* die Wirbeltheorie »nicht vollständig zu verwerfen,« will er nicht auf das Verständnis des Kopfskeletts verzichten. Indem er nachzuweisen versucht, daß das kontinuierliche Primordialcranium aus der Zusammenziehung (Konkreszenz) mindestens ebenso vieler »primitiver Wirbel« entstanden sei, als Visceralbogen vorhanden sind, deren ursprüngliche Zahl unter Hinweis auf Amphioxus nicht bestimmbar ist, wird er zum **Begründer einer neuen Theorie,** die in dem leitenden Gedanken mit der alten Wirbeltheorie übereinstimmt.[1])

Die Lösung seiner Aufgabe nimmt *Gegenbaur* von zwei Seiten in Angriff, nämlich sowohl durch vergleichende Betrachtung des Kopfskeletts als auch der mit ihm verbundenen Weichteile, von denen die Nerven als die beständigsten am wichtigsten sind. Ihr wendet er sich bereits in der 2. Auflage der Grundzüge zu; besonders aber gilt ihr die Abhandlung »Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels«[2]) und seine hervorragendste Monographie »Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskeletts der Wirbeltiere«.[3])

Das Visceralskelett bildet ein System von ventralen Knorpelbogen, die sämtlich durch Differenzierung einer gemeinsamen Grundform entstanden sind. Demnach sind die einzelnen Bogen einander gleichwertig und es besitzt also das Visceralskelett ebenso viel

[1]) XXVIII, 630—33.
[2]) XXIX.
[3]) XXX.

»Metameren oder Abschnitte« als Bogen vorhanden sind.

Für die Zugehörigkeit des Visceralskeletts zum Cranium sprechen folgende Gründe: Bei den Notidaniden sind zwei Visceralbogen, der Kiefer- und der Zungenbeinbogen, und bei den übrigen Selachiern allein der Zungenbeinbogen gelenkig mit dem Cranium verbunden. Aber auch die übrigen Visceralbogen gehören nicht etwa der Wirbelsäule an; denn bei den Ganoiden und Teleostiern sind sämtliche Kiemenbogen nur mit dem Schädel verbunden, und embryonal liegt auch bei den Selachiern eine größere Anzahl von Kiemenspalten unterhalb des cranialen Kopfabschnittes. Von ausschlaggebender Bedeutung ist endlich die Versorgung sämtlicher Kiemenbogen durch Kopfnerven. Als Ursache für die Entfernung der Kiemenbogen vom Cranium kommt die Ausbildung der Kiementaschen und die starke Entwickelung des Kieferbogens in Betracht, wie es auch an den Teleostiern ersichtlich ist, bei denen infolge der geringeren Ausdehnung der Kiementaschen die meisten Kiemenbogen dem Cranium angelagert sind. Da nun durch die bleibende Verbindung des Zungenbeinbogens mit dem Cranium und durch die Umwandlung zum Kieferbogen eine Verschiebung nach vorn ausgeschlossen ist, kann sie nur nach hinten erfolgen. Also »wird das gesamte Visceralskelett ein zum Cranium gehöriger Apparat sein, der sich erst sekundär zum Teil unter die Wirbelsäule lagert«.

Die Verbindung der Visceralbogen mit dem Cranium ist eine bewegliche. Ob dieses ein primärer oder sekundärer Zustand ist, läßt sich nur durch die Vergleichung mit anderen ventralen Bogen, den mit den Visceralbogen allgemeine Übereinstimmung zeigenden Rippen, erschließen. Wie die an den Rippen auftretende »Sonderung von der Wirbelsäule als ein sekundärer Vorgang anzusehen ist, der infolge von Anpassung an

den Volumwechsel der Leibeshöhle sich einleitet, so wird Ähnliches auch bei den Visceralbogen vorausgesetzt werden müssen«. Und wie nun im ganzen Rumpfe den unteren Bogen stets obere entsprechen — die am hinteren Ende der Wirbelsäule den Fischen fehlenden oberen Bogen stellen keinen ursprünglichen Zustand vor — so ergibt sich auch für die Visceralbogen mit Notwendigkeit »die Forderung nach oberen, dorsalen Bogen«. Also haben wir am Cranium »nach Spuren zu suchen«, die auf eine »der Gliederung des Visceralskeletts entsprechende Metamerenbildung« schließen lassen.[1])

Diesen Spuren werden wir näher kommen, wenn wir uns zunächst klar machen, welche Faktoren auf die Gestaltung des Craniums wirken. Dafür kommen erstens die Sinnesorgane in Betracht. Am meisten umgestaltend wirkt das Labyrinth, weniger die Beziehungen der Bulbi oculi und der Nasengruben. Auch die Verbindung des Visceralskeletts, besonders des Kiefer- und Zungenbeinbogens, ist von nachweisbarer Bedeutung. Zu diesen von außen auf das Cranium wirkenden Einflüssen kommt »als mindestens gleich bedeutender Faktor« für die Gestaltung des Craniums, die Beziehung zu seinem Inhalt hinzu. Als Anpassung an diese verschiedenartigen von außen und innen wirkenden Einflüsse ist die Regionierung in ungleichwertige Abschnitte aus einem ursprünglich einfachen und gleichartigen Zustand hervorgegangen.

Dieser einfachste Zustand braucht nicht mehr konstruiert zu werden, sondern besteht an dem occipitalen Abschnitt der Notidaniden. Außer dem unmittelbaren Zusammenhang mit der Wirbelsäule sind folgende Übereinstimmungen mit ihr zu erwähnen. Beiden kommt die Chorda dorsalis zu, die die Basis cranii

[1]) XXX, 233—35 und 250—57; XXIX, 536/37 und XXVIII, 632/33.

bis zur Sattellehne durchzieht und an beiden Abschnitten die gleiche Differenzierung der Chordascheide zeigt. Die Anlage des Knorpelcraniums erfolgt wie die der Wirbel zu beiden Seiten der Chorda, »und verhält sich, in ihrer weiteren Differenzierung aufwärtsschreitend, wie die Anlage der knorpeligen oberen Bogen«. Daß dabei die skelettogene Chordascheide am Cranium mehr rundliche, an der Wirbelsäule spindelförmige Zellen enthält, ist ein Unterschied sekundärer Bedeutung, zumal die Zellen in die gleiche Grundsubstanz gebettet sind und an der Grenze zwischen Schädel und Wirbelsäule ineinander übergehen. So besteht denn die Verschiedenheit dieses Schädelabschnittes von der Wirbelsäule im wesentlichen nur in seiner »anscheinend fehlenden« Segmentierung.

Bei den niedrigsten Wirbeltieren, den Cyclostomen, Dipnoern und Chimären, sowie bei den Embryonen aller höheren Wirbeltiere zeigt nämlich die Chorda keine Beziehung zur Metamerenbildung. Die »die Wirbel darstellende Gliederung betrifft hier nur die perichordalen Teile, welche in der einfachsten Form obere und untere Bogenstücke vorstellen.« Diese finden sich jedoch nicht immer diskret. Oft bestehen ganze Strecken der Wirbelsäule aus kontinuierlichem Knorpel, und außer einigen Besonderheiten der Oberflächengestaltung weist nur »das Verhalten der die Wand des Rückgratkanals durchsetzenden Spinalnerven« darauf hin, daß es sich nicht um einen verlängerten Wirbel, sondern um eine Summe von Wirbeln handelt, so in dem vordersten Abschnitt der Wirbelsäule der Chimären als Anpassung an den Stachelstrahl der Dorsalflosse und in dem vordersten Abschnitt bei den Stören, der mit dem Cranium kontinuierlich zusammenhängt, als Anpassung an das sich unter die Wirbelsäule erstreckende Parasphenoid. Am bedeutendsten sind die Veränderungen bei den Rochen, wo an dem betreffenden Abschnitte nicht nur die Bogen verschmolzen

sind, sondern auch keine Andeutung der Wirbelkörper auftritt, also jede Spur einer Gliederung, soweit sie nicht durch die austretenden Nerven erkannt werden kann, getilgt ist. Das Charakteristische eines Wirbels besteht also nicht in seiner vollständigen Sonderung, sondern »in der Beziehung zu einem ihm entsprechenden Körperabschnitte (Metamer), den die Bogen des Wirbels stützen und für den der Wirbel einen Spinalnerven austreten läßt.«

Diese Erkenntnis legt uns die Frage nahe, ob nicht auch an dem cranialen Teile des Axenskeletts »eine primitive Konkreszenz von Wirbeln« vorhanden sei und infolge vielfacher Anpassungen an äußere Einflüsse die einzelnen Wirbelsegmente unkenntlich geworden sind. Der Versuch, diese Frage zu beantworten, muß zur Prüfung der das Cranium verlassenden Nerven, führen, wobei Austrittsverhalten und Endbezirk besonders zu beachten sind.[1])

Während man früher die Zahl der »vertebralen Kopfnerven« nach der der angenommenen Kopfwirbel bestimmte — wie *Joh. Müller* deren drei, nämlich den Trigeminus als ersten, den Vagus, Glossopharyngeus und Accessorius Willisii zusammen als zweiten und den Hypoglossus als dritten — schlägt *Gegenbaur* den umgekehrten Weg ein, wie er bereits einmal von *Oken* in Erwägung gezogen wurde. Der Vagus, der bei den Selachiern der letzte das Cranium verlassende Nerv ist, befindet sich bei ihnen noch in einem Zustande der Indifferenz und entspricht dem Vagus und *Weber*'schen Accessorius der Teleostier, bezw. Vagus, Hypoglossus und Accessorius Willisii der höheren Wirbeltiere, und zwar stellen die unteren Vagus-Wurzeln die Elemente des Hypoglossus vor. Dafür, daß der Vagus aus einer Anzahl metamerer Nerven verschmolzen ist,

[1]) XXX, 29, 128—34 und 257—264.

sprechen folgende Gründe: 1) Er stezt sich aus einer oberen und unteren Wurzelreihe zusammen, die beide aus getrennten Strängen bestehen. 2) Die den Austrittsstellen der oberen Wurzeln entsprechenden Anschwellungen in der Seitenwand der Rautengrube sind als Ursprungsganglien auzusehen, und zwar bestehen sechs bei Hexanchus. 3) Die unteren Wurzeln durchdringen getrennt die Schädelkapsel in gleicher Höhe mit den Austrittsstellen der unteren Wurzeln der Spinalnerven, zeigen also noch größere Selbständigkeit als die oberen Wurzeln, die sich innerhalb der Schädelkapsel vereinigen. Die geringere Zahl der unteren Wurzeln erklärt sich daraus, daß es sich bei den Selachiern nicht mehr um ursprüngliche Verhältnisse handelt, da selbst innerhalb der Selachier-Reihe eine Reduktion der unteren Wurzeln nachweisbar ist. 4) Dazu kommt als Hauptgrund das periphere Verhalten des Vagus. Seine ventralen Äste versorgen die Kiemenbogen, und zwar so, daß je ein Kiemenast einen stärkeren Zweig an je einem Bogen, den zweiten bis letzten, sendet und einen schwächeren zum vorhergehenden Bogen. Das Vorkommen nur eines einzigen dorsalen Astes läßt sich aus dem Mangel an Weichteilen am Schädeldach erklären. Somit ist der Vagus als ein Komplex ursprünglich gesonderter Nerven anzusehen, »die den Spinalnerven ähnlich, aus vorderen und hinteren Wurzeln sich zusammensetzen«. Daraus folgt, daß der von ihm durchsetzte Schädelabschnitt aus ebenso viel Segmenten zusammengesetzt ist, als der Vagus ursprünglich Nerven in sich vereinigt. Diese Zahl läßt sich nicht bestimmen, nur im Minimum angeben mit Rücksicht auf die Austrittsstellen der unteren Wurzeln (4—5 bei Hexanchus) und die vom Vagus versorgten Kiemenäste (6 bei Heptanchus). Also ist jener Schädelteil bei den Notidaniden aus »mindestens sechs Wirbelsegmenten zusammengesetzt.« Die größere Zahl der oberen Wurzeln und das Vorhandensein der

Rami intestinales verweisen auf eine noch größere Anzahl von Segmenten.[1])

Der Glossopharyngeus verläßt die Medulla oblongata vor dem Vagus. Er entsendet zunächst einen schwachen Ramus dorsalis. Die Fortsetzung des Nervenstammes tritt dann mit einem stärkeren Zweige zum ersten Kiemenbogen, mit einem schwächeren zum Zungenbeinbogen. Da also der Glossopharyngeus gleich einem Spinalnerven ein Metamer versorgt, so bezeichnet er ein einem Wirbel homodynames Schädelsegment.[2])

Der Facialis und Acusticus gehören zusammen, und zwar erscheint der Facialis als der Hauptnerv von dessen sensibler Wurzel ein Teil zum Acusticus wurde und einen Ramus Dorsalis vorstellt. Damit erhält der Facialis die Bedeutung eines Ramus ventralis, der er vollkommen entspricht: Er versorgt mit seinem Hauptast den Zungenbeinbogen; ein schwächerer Ast tritt an den Kieferbogen. Somit erhalten wir durch den Acustico-Facialis die Abgrenzung eines weiteren Schädelsegmentes, das wiederum einem Wirbel homodynam ist, wie der Acustico-Facialis einem Spinalnerven.[3])

Der Trigeminus weist 3 Hauptäste auf. Davon versorgt der dritte, der Ramus maxillaris inferior, die Muskulatur des Kieferbogens. Die Endverzweigung des zweiten Astes, des Ramus maxillaris superior, findet sich zwischen Praemaxillar- und Maxillar-Knorpel, und der erste Ast, der Ramus ophthalmicus, charakterisiert sich durch Verlauf und Verbreitung als dorsaler Ast. Dazu kommt noch als ein zweiter dorsaler Ast der den Teleostiern zukommende »Schädelhöhlenast«. Demnach wäre der Trigeminus unter Berück-

[1]) XXIX, 518—542 und XXX, 264—280.
[2]) XXX, 280; XXIX, 516/17 und 542.
[3]) XXX, 280—86; XXIX, 513—16 und 542—45.

sichtigung, daß der Labialbogen den übrigen Visceralbogen homolog sei, aus der Verschmelzung zweier Nerven entstanden, im anderen Falle bleibt er einem Spinalnerven vergleichbar. — Die Augenmuskelnerven: der Oculomotorius, Trochlearis und Abducens sind als motorische, gesondert austretende Wurzeln eines Teiles des Trigeminus aufzufassen. Ihre veränderte Lage erklärt sich aus der bedeutenden Entwickelung der Orbitalwand. Jedoch bleibt zu beachten, daß die Deutung der »Dimerie des Trigeminus« und der Augenmuskelnerven als Teile des Trigeminus nur einen Wahrscheinlichkeitsgrad besitzt und daß das im hinteren Abschnitte »verhältnismäßig Klare und Einfache« hier »dunkel und kompliziert« wird.[1])

Der Opticus und Olfactorius lassen sich nicht mit Spinalnerven vergleichen, sie erscheinen als Differenzierungen des zentralen Nervensystems. Die sie versorgenden Organe sind aufzufassen als hinübergenommen aus dem niedersten, ungegliederten Zustand in den Wirbeltiertypus. Sie haben ihren Platz am vordersten Kopfteile, der der Metamerenbildung nicht unterworfen wurde.[2])

Rechnen wir nun die angegebene Anzahl von Segmenten auf die einzelnen Nerven, so erhalten wir am Cranium mindestens 9 durch Nerven bestimmbare Abschnitte, die sich auf Wirbel beziehen lassen. So wird durch die Nerven am Cranium eine dem Visceralskelett »adäquate Gliederung« bezeichnet, die »von einer am Cranium verschwundenen Metamerenbildung ableitbar« sich am Visceralskelett forterhält, wenn auch durch Umbildungen zum Teil unkenntlich gemacht, wodurch eine Rückbildung von Visceralbogen wahrscheinlich gemacht wird. Damit stehen auch die Verhältnisse bei Amphioxus in Einklang, der eine

[1]) XXX, 286—90; XXIX, 502—512 und 545/46.
[2]) XXX, 290—92 und XXIX, 550/51.

beträchtliche Anzahl von Visceralbogen aufweist und bei dem die Zusammenziehung der Kopfmetameren unterblieben ist. Jedoch bestehen hier Schwierigkeiten in der Deutung wegen der fehlenden Übergangsformen zu den Selachiern.[1])

Über die Verteilung der in das Cranium eingegangenen Wirbel bieten nur die Austrittsstellen der Nerven einige Anhaltspunkte. Infolge der Vereinigung mehrerer Nerven zu Komplexen und des Zusammenfließens verschiedener Austrittsstellen, nämlich der oberen Vaguswurzeln, findet sich für einzelne Wirbelsegmente keine Spur einer Andeutung mehr. Aus der Verteilung der Austrittsstellen, die sich nur über den von der Fossa Hypophyses nach hinten gelegenen Abschnitt des Craniums erstreckt, ergibt sich, daß nur dieser hintere bis zur Sattellehne reichende Schädelabschnitt »als aus einem mit der Wirbelsäule ursprünglich gleichartigen Stücke des Axenskeletts hervorgegangen betrachtet werden muß.« Dem entspricht auch, daß die Chorda dorsalis nur diesen Abschnitt durchzieht.

Es ist also am Cranium der hintere als vertebraler Teil von dem vorderen als prävertebralen, evertebralen oder facialen Teil zu unterscheiden. Dieser kann nur als aus dem vordersten Ende des vertebralen Teiles entstanden gedacht werden, und zwar erst nach eingetretener Konkreszenz des vertebralen Teiles durch Auswachsen des nun »kontinuierlichen Knorpels in Anpassung an die Riechgruben, wie es auch ontogenetisch nachweisbar ist.« Der vertebrale Abschnitt entspricht also mit seiner Basis »einer Summe von Wirbelkörpern, deren obere Bogen die seitlichen und oberen Teile des Craniums hervorgehen lassen.«[2])

[1]) XXX, 295 und 303; XXIX, 553—55.
[2]) XXX, 295 und 303 und XXIX, 555—57.

Als Ursache der Konkreszenz der wirbelartigen Segmente kommt zunächst die Ablösung der Visceralbogen in Betracht, die durch die Tätigkeit der Bogen bei der Ein- und Ausleitung des Wassers bedingt erscheint. Durch diese Ablösung wird dem Cranium in erhöhtem Maße die Stützfunktion zugeteilt. Es bewegen nämlich die am Cranium entspringenden und am Visceralskelett inserierenden Muskeln das Bogensystem gegen das Cranium, wodurch für dieses die Bildung eines Continuums notwendig wird. Auch die Beziehung des Craniums zu den höheren Sinnesorganen und zum Gehirn, sowie seine Lage am vordersten Teile des Axenskeletts, wo bei Bewegungen ein größerer Widerstand zu überwinden ist, sind für die Entstehung einer Wirbelkonkreszenz von Bedeutung. So erscheint die Konkreszenz »im allgemeinen als eine Anpassung an von außen her wirkende Einflüsse.« Da von jener embryonal nichts mehr nachweisbar ist, muß dieser Vorgang, der aus Acraniern die cranioten Wirbeltiere hervorgehen läßt, zeitlich sehr weit zurückliegen. Um so wichtiger sind die bei den Notidaniden am Occipitalsegment erhaltenen Spuren.

Aus dem Aufhören der Selbständigkeit der Segmente entspringt auch der Mangel einer dorsalen Muskulatur und damit auch die Rückbildung der Rami dorsales der Hirnnerven. Infolge dieses Muskulaturmangels gelangt nun die Oberfläche des Craniums größtenteils unter das Intergument und erhält so eine »neue, im Gegensatz zum übrigen Axenskelette stehende Beziehung.«[1])

Die alte Wirbeltheorie zeigt im Vergleich zu *Gegenbaurs* Hypothese grundsätzliche Unterschiede: Objekt, Methode und Ergebnisse sind bei beiden verschieden. Einerseits war es der knöcherne Schädel, der aus einer geringen Anzahl von

[1]) XXX, 295—99.

Segmenten bestehend erkannt wurde, andererseits das Knorpelcranium, dessen hinterer Abschnitt als aus einer größeren Anzahl von Metameren zusammengesetzt erschließbar ist durch »zahlreiche Tatsachen, von denen keine mit der anderen in Widerspruch steht.« Trotzdem ist das Endziel beider Theorien das gleiche: »Die Erkenntnis nämlich, daß im Kopfskelett der Wirbeltiere keine absolut neue, dem übrigen Organismus fremde Bildung vorliege, sondern daß dasselbe durch Umformung derselben Teile entstanden sei, wie sie minder verändert das übrige Axenskelett als Wirbel zusammensetzen.«[1])

Im Jahre 1887 gab *Gegenbaur* unter Zugrundelegung einer Kritik der neueren für das Schädelproblem wichtigen Forschungsergebnisse eine **abermalige Darstellung seiner Theorie,** die in seinem Haupt- und letzten Werke, der Vergleichenden Anatomie vom Jahre 1898/1903, nur noch geringe Erweiterungen erfuhr, welche an dieser Stelle gleich mit berücksichtigt werden sollen. Die Hoffnungen, die man für die Lösung der Frage nach dem metameren Aufbau des Kopfskeletts auf die Ontogenie setzte, sind nicht in Erfüllung gegangen; denn ontogenetisch läßt sich in der Anlage des Knorpelcraniums keine Andeutung einer Metamerie erkennen. Die von *Kölliker* beschriebenen Chordaverbreiterungen in der Schädelbasis der Säugetiere, aus deren Anzahl *Kölliker* auf die Zahl der Wirbel schloß, haben nichts mit Wirbeln zu tun, sondern sind lediglich aus den Wachstumsvorgängen des umgebenden Knorpels zu erklären.[2]) So hat denn der Frage nach dem Aufbau des Kopfskeletts die nach dem Aufbau des Kopfes voranzugehen. Und bei Entscheidung dieser Frage hat die Embryologie der *Gegenbaur*'schen Theorie einen

[1]) XXX, 304/5 und XXIX, 556/57.
[2]) XXXV, 69.

wichtigen Dienst geleistet durch den Nachweis, daß sich die Kopfmuskulatur ursprünglich segmental anlegt, daß also die für die Rumpfregion längst bekannten Urwirbel oder Somiten auch in der Kopfregion vorhanden sind. *Van Wighe* bestimmte ihre Zahl auf neun. *Gegenbaur* vermag allerdings in dieser Zahl kein Zeugnis für die Anzahl der Kopfmetameren zu erblicken, da er im Gegensatz zu *van Wighe* die Befunde an den Kopfsomiten für verändert hält. Es kommen nämlich nur die drei ersten Somite zur Ausbildung, aus ihnen gehen die Augenmuskeln hervor. Das 4. bis 6. Somit werden rückgebildet, und die drei letzten gehören ursprünglich garnicht der Kopf-, sondern der Rumpfregion an. Wahrscheinlich ist ihr Übergang in die Kopfregion auf stärkere Rückbildung weiterer Kopfsomite zurückzuführen. So kommt *Gegenbaur* zu der Unterscheidung von palingenetischen oder primären und caenogenetischen oder sekundären Bestandteilen in der Kopfanlage der Selachier. Zu den palingenetischen Elementen gehören die sechs ersten Kopfsomite. Aber auch sie stellen keinen völlig ursprünglichen Zustand mehr vor, sondern sind nur relativ primär, wie das Vorhandensein dreier rudimentärer Kopfsomite beweist.[1])

Von Bedeutung für die Metamerie des Kopfes ist auch der ontogenetische Nachweis der Zusammenghörigkeit einiger dorsaler und ventraler Mesodermabschnitte. Das ventrale Mesoderm, die sogenannten Seitenplatten, gliedert sich mit dem Auftreten der Kiemenspalten in metamere Abschnitte, die Kiemenbogen. Dem ersten oder präoralen Somit kann wegen seiner Lage kein ventraler Abschnitt entsprechen. Vom zweiten Kopfsomiten erstreckt sich jedoch Mesoderm

[1]) XXXV, 1—8, 31—33 und 92—94; XXXVI, 308, 309 und 311/12.

in den primitiven ersten Kiemenbogen, und der diesem Kiemenbogen zugehörige Cölomabschnitt ist mit dem des zweiten Somiten einheitlich und bildet sich von diesem aus. Das nächste Somit und der zweite primitive Kiemenbogen zeigen nur einen epithelialen Zusammenhang, während die zugehörigen Cölomabschnitte selbständig auftreten, ohne vollständige Kommunikation. So sind also die Bestandteile dieses Metamers weniger innig verbunden. Für die folgenden Metameren läßt sich die Zusammengehörigkeit der dorsalen und ventralen Bestandteile nicht sicher bestimmen, was aus der Reduktion der Kopfsomite erklärlich ist, und für die hintere Region kann sie nicht erwartet werden wegen der ursprünglich nicht zum Kopf gehörenden Somite. Es ist also die Beziehung der dorsalen zur ventralen Metamerie selbst im Selachierkopfe nur noch spurweise erhalten. Das ist aber kein Grund zur Annahme, daß sie nicht bestanden hat. »Vielmehr sprechen jene Spuren am Kiefer- und Hyoidmetamer deutlich genug.«[1])

Die Zusammengehörigkeit der dorsalen und ventralen Metamerie wird auch bestätigt durch die Nerven, über die die ontogenetische Forschung einige abweichende Ergebnisse geliefert hat. Der Ramus ophthalmicus profundus des Trigeminus entsteht ontogenetisch selbständig und hat sich erst später dem Trigeminus angeschlossen. Er gehört dem ersten Somit an und repräsentiert mit jenem Somit und mit dem Oculomotorius nach der Ansicht neuerer Forscher ein Kopfmetamer. *Gegenbaur* hält diese Auffassung eines Metamers nicht für korrekt, da ein ventraler Abschnitt fehlt. Das erste Metamer nach *Gegenbaur* wird gebildet durch das zweite Somit mit dem Trochlearis, der als ein vom Triegeminus gelöster Teil zu betrachten ist, und den ersten primitiven Kiemenbogen,

[1]) XXXV, 5, 7, 29—31, 36 und 101.

den Kieferbogen mit dem Ramus mandibularis Trigemini, von dem sich der Ramus maxillaris superior zum Palato-Quadratum abzweigt. Es besitzt also der Trigeminus keine Dimerie. Das zweite Metamer besteht aus dem dritten Somit mit dem Abducens, der vielleicht eine selbständig gewordene Portion einer Facialis-Wurzel darstellt, und aus dem zweiten primitiven Kiemenbogen, dem Zungenbeinbogen mit dem Acustico-Facialis. Die hinter dem Gehörorgan gelegenen Metameren werden wegen der Rückbildung der dorsalen Myomeren allein durch die ventralen Mesodermabschnitte, die Kiemenbogen, dargestellt. Inbezug auf die Nerven zeigt diese Region geringere Veränderungen. Doch hindert die Überlagerung des dorsalen Gebietes durch Rumpfmuskulatur die Entfaltung von dorsalen Nervenästen. Der erste definitive Kiemenbogen wird vom Glossopharyngeus, die folgenden vom Vagus versorgt, der, trotz des gegenteiligen ontogenetischen Befundes, als ein ursprünglich polymerer Nerv anzusehen ist, wofür außer dem peripheren vor allem das zentrale Verhalten spricht. Die Entstehung der sich im Hinterhirn findenden Lobi vagi kann nämlich als ein ursächliches Moment für die Selbständigkeit der einzelnen Vaguswurzeln gelten. Außerdem sind auch die den Abgangsstellen der Rami branchiales entsprechenden Ganglien bei Petromyzon ein Zeugnis für die Polymerie. Während der Accessorius als ein aus den hinteren Vagus-Wurzeln sich sondernder Nerv aufzufassen ist, wird diese Annahme für die Elemente des Hypoglossus nicht mehr aufrecht erhalten, da es durch neuere ontogenetische Forschungen erwiesen ist, daß sich der Hypoglossus aus Spinalnerven zusammensetzt, die sich besonders in ihren ventralen Wurzeln erhalten haben und erst sekundär in den Bereich des Kopfes gelangt sind, also auch zu den caenogenetischen Elementen gehören und von *Fürbringer*, *Gegenbaurs* größtem Schüler, als spino-occipitale Nerven bezeichnet

wurden, also als Spinalnerven, die der Occipitalregion angehören.[1])

Wegen der Unvollständigkeit des ontogenetischen Zeugnisses für die Metamerie des Kopfes bedarf die Forschung der Vergleichung als Führerin, und diese verweist uns auf die tiefer stehende Organisation von Amphioxus, die uns den primitiven Zustand zeigt. Bei Amphioxus finden wir an der mit dem Kiemendarm versehenen Region im dorsalen Abschnitt dieselbe Metamerie wie am übrigen Körper, auch ist sie in jüngeren Stadien in Übereinstimmung mit der am Kiemendarm, der sogenannten Branchiomerie, »indem die ersten zwölf Kiemenspalten den dorsalen Metameren genau entsprechen«. Daß auch in dem präoralen Abschnitt Metamerie besteht und daß durch Teilung der hintersten Kiemen später eine Asymmetrie entsteht, ist von untergeordneter Bedeutung, zumal Amphioxus nicht als eine direkte Stammform der Vertebraten anzusehen ist. Da nun der Kiemendarm von Amphioxus dem Kopfdarm der Cranioten entspricht, so kann auch der dem Kiemendarm angehörige Körperteil von Amphioxus als dem Kopf der Cranioten entsprechend aufgefaßt werden. Und zwar wird nur der Abschnitt von Amphioxus in Betracht zu ziehen sein, an dem ventrale und dorsale Metamerie übereinstimmen. Es ist also die Annahme berechtigt, daß für die Vorfahren der Cranioten ein ähnlicher Zustand bestanden hat, der im Laufe der Phylogenese umgestaltet ist. Als kausale Momente für die Umgestaltung, die sich als von außen wirkende darstellen, kommen in Betracht: die Rückbildung hinterer Kiemen, wie sie noch innerhalb der Selachier nachweisbar ist, und die damit verbundene »Verkürzung des dorsalen Abschnittes« und stärkere Ausbildung einzelner Kiemen, ferner die an die Entwickelung der höheren Sinnesorgane geknüpfte

[1]) XXXV, 40—68 und 102—104; XXXVI, 796—826.

Ausbildung des Gehirns und die durch die höhere Entwickelung bedingte veränderte Nahrungsaufnahme.[1])

»Durch die Vergleichung mit Amphioxus hat das Problem der phyletischen Cephalogenese in der Hauptsache seine Lösung erfahren.« Aus dieser Vergleichung ergibt sich, daß der Kopfanlage der Craniolen eine Summe von Metameren zu Grunde liegt, welche ihre ursprünglichen Verhältnisse nur soweit bewahrten, als sie zur Bildung von Organen Verwendung fanden. Die Grenze ist vor allem durch die Ausdehnung des Kiemendarms gegeben und infolge der Rückbildung hinterer Kiemen keine feste. »Damit schwindet aber auch der prinzipielle Unterschied zwischen Kopf und Rumpf, und der Kopf erscheint als eine Differenzierung des vorderen Körperteils.« Auch der Zuwachs durch ursprüngliche Rumpfmetameren zeigt, daß der Kopf nicht ein streng homologes Gebilde ist. Diese sekundären Zustände mindern aber nicht die fundamentale Bedeutung des primitiven Zustandes.[2])

Für die Metamerie des Craniums vermag aber auch die Vergleichung kein Zeugnis zu liefern, da es an einem Vergleichungsobjekt hierfür fehlt, denn Amphioxus besitzt kein Cranium. So bleibt als einziger Weg, dessen Resultat allerdings geringere Sicherheit besitzt, die Ableitung der Phylogenese des Craniums von der des Kopfes. Die Entstehung des Kopfskeletts ist eine Folgeerscheinung von der Entstehung des Kopfes; denn wie Amphioxus und die ontogenetischen Befunde am Craniotenkopf zeigen, findet die Vorbereitung der Kopfbildung in einem Stadium statt, das noch kein knorpeliges Kopfskelett aufweist. Ob nun diese Skelettbildung phylogenetisch noch während des primitiven Zustandes, also gleich-

[1]) XXXV, 92, 93 und 99—101; XXXVI, 310/11.
[2]) XXXVI, 312/13.

falls metamer erfolgte, oder erst mit oder nach der Konkreszenz der metameren Teile in der Dorsalregion zustande kam, dafür fehlen unmittelbare Nachweise; denn der erste Zustand des Craniums der Cranioten ist ontogenetisch ein einheitlicher, insofern als die Parachordalknorpel, von denen die Bildung der Schädelwand ausgeht, kontinuierlich auftreten. Ob aber dieser Befund auch phylogenetisch zu verwerten ist, muß erst geprüft werden. Und diese Prüfung kann nur an der Hand der Ontogenese der Wirbelsäule erfolgen. Es steht nämlich fest, daß die Knorpelbildung an der Wirbelsäule an ganz bestimmten, metamer angeordneten, perichordalen Stellen erfolgt, so wird man auch, »zumal der Kopf der ältere Körperabschnitt ist« und unter Berücksichtigung der Annahme der ursprünglichen Gleichartigkeit der Kopfregion mit dem Rumpf, für das Cranium dieselben Örtlichkeiten der Knorpelbildung beanspruchen müssen. Es wird also für den phylogenetisch ersten Zustand der Parachordalia ihre metamere Beschaffenheit wahrscheinlich, besonders da uns auch sonst Beispiele von Konkreszenz und einheitlicher Anlage ursprünglich getrennter knorpeliger Skeletteile bekannt sind (z. B. die Wirbel selbst). Die Ursache für die Konkreszenz der Parachordalia wäre in der starken Verkürzung der dorsalen Kopfregion zu suchen. Für eine ursprünglich metamere Anlage der Knorpelteile mit nachfolgender allmählicher Konkreszenz bleibt noch zu erwähnen, daß die knorpelige Schädelkapsel der Cyclostomen vor dem Nervus vagus abschließt, daß also bei ihnen der successive Prozeß auf einer bestimmten Stufe stehen geblieben ist.

Wie die Parachordalia den oberen Bogen der Wirbelsäule entsprechen, so allerdings mit einem etwas geringeren Grade von Wahrscheinlichkeit die Kiemenbogen der Gnathostomen den unteren Bogen;

denn wenn auch für die Kiemenbogen die Entstehung aus dem Cranium nicht nachweisbar ist, so wird doch ihre Zugehörigkeit zum Cranium durch die Nerven bestätigt. Es sind darum die Kiemen mit ihrer Erhaltung der Metamerie auch ein Zeugnis für die Metamerie des Craniums.

So spricht also »wenigstens einige Wahrscheinlichkeit« für einen metameren Aufbau des Kopfskeletts der Gnathostomen. Mit Sicherheit darf diese Entstehungsweise jedoch nicht behauptet werden, da die Möglichkeit, daß die Parachordalia in bereits verschmolzenen Abschnitten auftreten, nicht von der Hand zu weisen ist. Aber auch dann folgt aus der Metamerie des Kopfes, daß dem Cranium, »wenn auch nur virtuell«, ein metamerer Körperabschnitt zu Grunde liegt.[1])

Der Zuwachs, den das Cranium jenseits seines primitiven durch die Kiemen und deren Nerven abgrenzbaren Teiles erhält, bezieht sich nicht auf die ursprüngliche Craniogenese. Während es sich bei den Fischen um den Anschluß differenzierter Wirbel handelt, ist für die amnioten Wirbeltiere wohl der Übergang einiger Rumpfmetameren in die Kopfregion erwiesen. Ob aber dem knorpelige Wirbelbildung vorausging, kann nur angenommen werden. Dieser sekundäre Prozeß, der bereits bei den Selachiern auftritt, kann bei deren Vorfahren noch nicht bestanden haben, da ihn auch die Amphibien noch nicht aufweisen. Als Ursache dieses Prozesses ist der umgestaltende Einfluß des stärker entwickelten Craniums auf den benachbarten Teil der Wirbelsäule anzusehen. Durch Ausbildung des Cranio-Vertebral-Gelenks bei Amphibien und Amnioten wird der Angliederung neuer Wirbel, bezw. Metameren eine Grenze gesetzt. So sind also die bei höheren Wirbeltieren vorkommenden Anschlüsse auf den weit zurückliegenden

[1]) XXXV, 69 und 105/6; XXXVI, 314—17.

Zustand zurückzuführen, wo noch kein Cranio-Vertebral-Gelenk bestand.[1])

Auf Grund dieser Tatsachen unterscheidet *Gegenbaur* in seinem letzten Werke nicht wie früher zwei Abschnitte am Cranium, den vertebralen oder chordalen und den evertebralen oder prächordalen, sondern »drei theoretisch differente Bestandteile.«

1. »Der hauptsächlichste Abschnitt geht aus Metameren hervor, die der Kiemenregion zu Grunde liegen.« Dieser Teil ist nicht nur phylogenetisch wichtig, sondern erhält sich auch fort, wie es die Amphibien zeigen.

2. Aus diesem Abschnitte entsteht infolge der Anpassungen an Gehirn und Sinnesorgane vorn ein neuer Abschnitt, der prächordale genannt, weil sich die Chorda nicht in ihn fortsetzt.

3. »Ein letzter Abschnitt entsteht durch neue Aufnahmen von Metameren, einem sekundären Prozesse.« Dieser Zuwachs, der nach Ausweis der Nerven (Hypoglossus) nur ein geringer ist, beweist ebenfalls, daß »das Kopfskelett kein dem Achsenskelett ursprünglich fremder Teil ist. Es stellt eine mannigfachen Anpassungen folgende Differenzierung des Achsenskeletts vor, welcher die gleiche Metamerie zu Grunde liegt, wie sie am übrigen Körper besteht.« Daß diese Metamerie sich nur am Kiemenskelett und nicht mehr am Cranium forterhält, ist ebenso untergeordnet, wie die ursprüngliche Anzahl der zum Kopf verbrauchten Metameren, die sich nicht sicher bestimmen läßt.[2])

VI.

Gegenbaur, durch dessen Werk über den Selachierschädel erst die Grundlage für eine rationelle Betrachtung

[1]) XXXIV, 1—33; XXXV, 70—77, 96—98 u. 111; XXXVI, 317 und 349.

[2]) XXXVI, 317.

des Craniums geschaffen worden ist, hat das Schädelproblem zu einem gewissen Abschluß gebracht, aber auch durch seine Arbeiten neue Anregungen geboten, deren Bearbeitung sich seine Schüler wie Gegner angelegen sein ließen. Seine Unterscheidung von drei Abschnitten am Cranium ist zugunsten einer anderen aufgegeben worden, die an *Frorieps* Arbeiten anknüpft und von *Fürbringer* weiter durchgeführt und begründet ist. *Froriep* stellte die Occipitalregion, die sich beim Hühnchen embryonal als vorderster Teil der Wirbelsäule anlegt, als spinalen Teil des Schädels dem übrigen von vornherein ungegliederten Cranium als cerebralen oder präspinalen Teil entgegen. Die Grenze zwischen dem ursprünglich gegliederten und dem von Anbeginn ungegliederten Schädelabschnitt wird also weiter nach hinten innerhalb des chordalen Schädelteils verlegt. *Fürbringer* erkennt den fundamentalen Unterschied zwischen beiden Teilen an und bezeichnet als Palaeo- oder Autocranium das ursprüngliche ungegliederte mit der Ohrkapsel und dem Nervus vagus abschließende Cranium, wie es noch heute die Petromyzonten und Myxinoiden besitzen. Daran schloß sich, besonders infolge der Rückbildung der die Wirbel bewegenden Myomeren, die Occipitalregion, das Neo- oder Spondylocranium an, und zwar eine primäre Generation, als protometameres Neocranium mit den vorderen spino-occipitalen Nerven, den sogenannten occipitalen, so bei den Selachiern und Amphibien, und eine sekundäre Generation, das auximetamere Neocranium mit den hinteren spino-occipitalen Nerven, den sogenannten occipito-spinalen Nerven bei Holocephaliern, Ganoiden, Teleostiern, Dipnoern und Amnioten. Durch diese Tatsache ist auch entschieden, daß die Occipitalregion eine verschiedene Wertigkeit besitzt, also die cranio-vertebrale Grenze sich nicht bei allen Vertebraten an derselben Stelle befindet. Das Cranio-Vertebralgelenk der Amnioten entspricht z. B. dem

Intervertebralgelenk zwischen dem 3. und 4. Wirbel bei den Amphibien. Dabei bleibt aber *Gegenbaurs* Grundsatz bestehen, daß durch Ausbildung des Cranio-Vertebralgelenks der Angliederung neuer Wirbel eine Grenze gesetzt ist.

Während *Gegenbaur* bei den Amphibien den Anschluß von Wirbelelementen ausschloß, betonten *Stöhr, Gaupp* und *Sewertzoff* den Anschluß eines der Wirbelsäule entstammenden Occipitalbogens. *Fürbringer* kommt zu dem Schluß, daß der sogenannte Occipitalbogen der Amphibien ein Rudiment von mehreren primären Occipitalwirbeln darstellt und der Summe der Occipitalwirbel der Selachier vergleichbar sei. So ist also auch wahrscheinlich, daß durch den Schädel der paläontologischen Vorfahren der Amphibien Nerven ausgetreten sind, die als occipitale zu bezeichnen wären. Eine sekundäre Angliederung von Wirbeln mit den hinteren spino-occipitalen Nerven, den sogenannten occipito-spinalen Nerven zum auximetameren Cranium findet dagegen bei den Amphibien nicht statt.

Neuerdings ist von *Sewertzoff* behauptet worden, daß der Gegensatz zwischen dem chordalen und prächordalen Abschnitt des Craniums durchgreifender sei als der zwischen Palaeo- und Neocranium und daß der ganze chordale Abschnitt einst metamere Gliederung zeigte. Auch *Froriep* hat seine frühere Auffassung, daß die Grenze zwischen dem ursprünglich gegliederten (spinalen) und dem von vornherein ungegliederten (präspinalen) Abschnitte an der Austrittsstelle des Nervus vagus gelegen sei, auf Grund neuer Untersuchungen an Torpedo dahin geändert, daß diese Grenze weiter vorwärts am vorderen Ende der Chorda zu suchen sei. Zu einer Einigung der Anschauungen in dieser Frage ist es bisher noch nicht gekommen.[1])

[1]) XXXVII, 437—45, 484—86 u. 719; XXXVIII, 838—885; XXXX, 575—623 und XXXXI, 22—67.

VII.

Wenn also auch das von *Goethe* und *Oken* eigentlich erst gestellte Schädelproblem durch *Gegenbaur* seine umfassendste und tiefste Beantwortung gefunden hat, so harren doch noch manche Fragen ihrer Lösung, für die auch heute noch das Wort des bedeutenden Schädelmorphologen *Hallmann* gilt, das er im Hinblick auf die vergleichende Schädellehre getan: »Es ist die Arbeit unserer und der folgenden Generationen, die durch die tierischen Bildungen gehenden Gesetze immer deutlicher und vollständiger zu entziffern. Der Kodex der Natur liegt der Betrachtung jedes sinnenden Menschen aufgeschlagen. Es gibt an vielen Stellen mancherlei Lesarten, durch große Autoritäten gestützt. Es gibt auch ältere und neuere Kommentare über einzelne oder mehrere Kapitel. Das aber ist die Freudigkeit aller, der an dieser größesten und ältesten Urkunde Arbeitenden, daß keine Autorität Konjekturen heiligt, die eine unbefangene Kritik als vorurteilsvoll, willkürlich oder phantastisch zeigen kann.«[2])

---

[2]) XXXXI, 68.

Lebenslauf.

Am 15. Juli 1881 wurde ich, *Walther Kurt Schwarz*, als Sohn des Lehrers *Wilhelm Schwarz* und seiner Ehefrau *Julie*, geb. *Holk* zu Johannisburg in Ostpr. geboren. Wie meine Eltern, die ich in früher Jugend verlor, gehöre ich der evangelischen Landeskirche an. Bis zum 14. Lebensjahre besuchte ich die Bürgerschule meiner Vaterstadt. Darnach wurde ich in der Präparanden-Anstalt zu Lötzen und dem Seminar zu Osterode in Ostpr. zum Volksschullehrer vorgebildet. Nach 5½ jähriger Tätigkeit im Schuldienste erhielt ich die nachgesuchte Entlassung, um mich auf die Reifeprüfung vorzubereiten. Daneben hörte ich seit Oktober 1907 an der Universität zu Leipzig. Nachdem ich Ostern 1909 die Reifeprüfung als Bewerber an dem Realgymnasium zu Borna bestanden hatte, studierte ich an der Albertus-Universität zu Königsberg insbesondere Philosophie, Naturwissenschaften und Mathematik, dazu seit 1911 Medizin. Im November 1913 bestand ich die ärztliche Vorprüfung. Im August 1914 trat ich in den Heeres-Sanitätsdienst. Im Juli 1915 wurde ich auf Grund der Arbeit »Systematische Darstellung der pädagogischen Anschauungen Kants« zum Dr. phil. promoviert. Am 11. Februar 1918 erhielt ich nach bestandener ärztlicher Prüfung die Approbation als Arzt. Dem medizinischen Kolloquium unterzog ich mich am 23. Dezember 1918.

Medizinische Fakultät der Universität Erlangen.

Über die Abhängigkeit der Knochen vom Nervensystem.*)

Von

Niklaas Smidt

aus Visquarder Meede.

Es werden die Knochenveränderungen, die bei der Syringomyelie, der Tabes dorsalis und bei Lähmungen nach Poliomyelitis anterior acuta auftreten, beschrieben und an Hand von anatomischen Befunden versucht, die Aetiologie dieser Veränderungen klarzulegen.

Bei der Syringomyelie stehen neben den sogenannten trophischen Störungen, die Haut und Weichteile betreffen, im Vordergrunde die Knochenveränderungen, vorwiegend atrophische und hypertrophische Prozesse, die auch nebeneinander auftreten, sowie Neigung zu Spontanfrakturen, die häufig rein quer verlaufen und meistens gänzlich schmerzlos sind. Meist sind die oberen Extremitäten befallen, oft auch die Wirbelsäule. Die meisten Forscher fanden im Röntgenbilde die Knochenstruktur aufgehellt, aber scharf, die Corticalis der Diaphysen verschmälert und aufgelockert, die Spongiosa rarefiziert. Die Frage, ob der Knochen bei Syringomyelie weicher sei als normal, wird verschieden beantwortet. Kienböck fand die Knochen Syringomyelischer röntgenologisch und makroskopisch-anatomisch normal, abgesehen von den Folgen benachbarter Weichteilprozesse und von Frakturen. Die Bruchheilung erfolgt meist mit reichlicher Callusbildung. Die Sensibilität ist meistens gestört, die der tiefen Teile vielleicht immer.

Für Tabes charakteristisch sind Spontanfrakturen, besonders der unteren Extremitäten, oft im Initialstadium. Röntgenologisch werden bald normale Verhältnisse, bald Knochenschwund und -neubildung gefunden. Die organischen Substanzen, besonders Phosphate, sind vermindert. Bei dem sog. Tabesfuß handelt es sich nach Adler um eine Kombination von Osteo- und Arthropathien. An der Wirbelsäule kommt Destruktion der Wirbelkörper vor. Auch Kiefernekrosen sind beschrieben.

*) Auszug aus der Inaugural-Dissertation 1922.

Bruchheilung ist meistens normal, doch kommen Pseudarthrosen vor. Die Schmerzempfindlichkeit der tiefen Teile ist oft schon im Initialstadium abgestumpft.

Bei länger bestehenden Lähmungen nach Poliomyelitis anterior acuta findet man meistens Atrophie der Knochen, die im Längenwachstum zurückgeblieben sind. Doch sind sichere Fälle beschrieben, wo die Knochen der gelähmten unteren Extremität länger waren als die der gesunden. In einigen Fällen wurde bei der Nachuntersuchung einige Jahre später dann das gelähmte Bein kürzer gefunden. Mitunter lag sichere Rachitis vor, Knochenatrophie zeigen nicht nur gelähmte Extremitäten, sondern bei ausgedehnten Lähmungen auch das Rumpfskelett, in extremen Fällen bis zum Wachstumsstillstand des ganzen Skeletts ohne Beeinträchtigung der Ossifikation.

Der Versuch, das Zustandekommen dieser Knochenveränderungen zu erklären, scheitert an der Uneinheitlichkeit der anatomischen Befunde. Je nach den zugrundegelegten Fällen wird die Erklärung anders lauten können. Die mechanische Theorie macht Sensibilitätsstörungen, Inaktivität, Ataxie, Inkoordination der Bewegungen, benachbarte Weichteilentzündung-veränderte Statik und Dynamik verantwortlich. Andere Autoren suchen die Ursache in allgemeinen Nerveneinflüssen, die als Folgen der Grundkrankheit aufzufassen sind, leugnen aber eigentliche trophische Einflüsse. Abnorme Reizung der Vasomotoren, die durch die sensiblen Nerven vermittelt wird, hat eine Ernährungsstörung der Gewebe, also auch der Knochen, zur Folge. Die Anschauung leitet über zu der rein trophischen Theorie, welche besondere trophische Fasern und Zentren annimmt. Untersuchungen von Sudeck und Kienböck sprechen sehr für das Zustandekommen von Knochenveränderungen auf nervösem und zwar reflektorischem Wege (akute reflektorische Knochenatrophie). Das Experiment hat bisher keine Klarheit in die Frage gebracht.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß manche Erscheinungen ohne weiteres mechanisch zu erklären sind, während viele Veränderungen zu der Annahme nervöser, oft reflektorischer Einflüsse drängen, von denen nicht zu entscheiden ist, ob sie als Ernährungsstörungen aufzufassen sind oder ob besondere trophische Fasern und Zentren angenommen werden müssen.

Junge & Sohn, Univ.-Buchdruckerei, Erlangen.

Medizinische Fakultät der Universität Erlangen

Über Knochennerven und ihre Funktionen*)

von

Heinrich Trautner,
approb. Arzt aus Nördlingen.

Im ersten Teil der Arbeit wird auf die anatomischen Verhältnisse der Knochennerven eingegangen. Schon seit dem Jahre 1700 (Duvernay) finden sich Angaben über Nerven, die in das Innere der Knochen eindringen. Weiterhin haben sich eine Reihe namhafter Anatomen mit diesen Nerven befaßt. Der sichere Beweis des nervösen Charakters der bis dahin nur makroskopisch beschriebenen Fädchen wird 1846 durch Kobelt und Beck mit dem Mikroskop erbracht. Für einzelne Knochennerven ist der Zusammenhang mit den entsprechenden peripheren Nervenstämmen präparatorisch dargestellt worden. Alle Knochen mit Ausnahme der Sesambeine und Gehörknöchelchen enthalten Nerven (Köllicker). Auch der Sympathicus ist an der Knocheninnervation beteiligt (Luschka). Histologische Untersuchungen betreffen: a) die Compacta: Es ist bekannt, daß Nerven in dieselbe eindringen; über Endigungen liegt nur eine Arbeit, die 50 Jahre zurückliegt, vor von Josef, der die Nervenfasern mit Knochenzellen in Kontakt treten sah; b) das Knochenmark: Nach Ottolenghi dient die Mehrzahl der nervösen Elemente der Gefäßversorgung, einige Bündel von markhaltigen und marklosen Fasern endigen vielleicht frei in der Pulpa.

Eigene Untersuchungen des Verfassers ergaben die Richtigkeit der vor 70 Jahren gemachten Untersuchungen Becks. Mikroskopisch konnten nur markhaltige Fasern nachgewiesen werden. Untersuchungen der compacten Knochensubstanz auf Nervenfasern hatten keinen Erfolg.

*) Auszug aus der Inaug.-Dissert. 1922.

Der zweite Teil der Arbeit befaßt sich mit der Physiologie der Knochennerven. Die Funktion zerfällt in eine sensible, vasomotorische und höchstwahrscheinlich eine trophische.

Sensibilität: Das Knochenmark und besonders das Endost sind schmerzempfindlich, die Compacta jedoch nicht (Nyström). Eine besondere Empfindungsqualität, die im Knochen lokalisiert wäre, gibt es nicht, wenn auch der Knochen beim Zustandekommen des „Vibrationsgefühls" beteiligt ist. Für die Erklärung mancher „Allgemeingefühle" wie Müdigkeit, Abgeschlagenheit können die im Knochen entstehenden Empfindungen ebenfalls herangezogen werden.

Vasomotorische Funktion der Knochennerven ist für die Ernährung von großem Einfluß. Der Mechanismus ist dem in anderen Organen entsprechend.

Trophik: Eine Abhängigkeit der Trophik der Knochen vom Nervensystem wird allgemein angenommen und wird durch zahlreiche Experimente und klinische Beobachtungen bewiesen. Die Theorien über das Zustandekommen dieser Abhängigkeit sind geknüpft an die Namen Vulpian, als Vertreter des Begriffes der „reflectorischen", trophischen Störung, die trophischen Impulse gelangen nach ihm retrograd durch die sensiblen Fasern in die Peripherie; ferner an Goldscheider, der allein vasomotorische Störungen annimmt, Gayet und Bonnet nehmen den Sympathicus als Weg an, auf dem trophische Impulse von einem besonderen trophischen Zentrum im Rückenmark zum Knochen gelangen. Endlich wäre noch die Möglichkeit des Vorhandenseins besonderer trophischer Fasern ins Auge zu fassen. Gerade für die Lösung dieser alten Streitfrage wäre wohl der Knochen ein lohnendes Untersuchungsobjekt, denn sollten die Angaben Josefs (s. o.) den Tatsachen entsprechen, so wäre der Beweis für trophische Nervenfasern erbracht.